

## ДИСКУССИИ

УДК 595.425:57.022

### СОВОКУПНОСТЬ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ КАК ОСНОВНОЙ ФАКТОР СТАНОВЛЕНИЯ ПАРАЗИТИЗМА (НА ПРИМЕРЕ ГРУППИРОВКИ PARASITENGONINA, ACARIFORMES)

© 2020 г. А. Б. Шатров\*

ФГБУН Зоологический институт РАН,  
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, 199034 Россия  
\*e-mail: Andrey.Shatrov.1954@mail.ru

Поступила в редакцию 25.04.2020 г.

После доработки 12.05.2020 г.

Принята к публикации 15.05.2020 г.

Рассмотрены основные функциональные системы у личинок группировки *Parasitengonina*, способствующие успешному становлению и развитию паразитарных отношений в этой группе высших акариформных клещей (*Acariformes*). Показано, что миниатюризация личинок приводит к необходимости эффективного питания в целях преодоления высокого онтогенетического «порога» между личиночной и последующими фазами жизненного цикла. Это, в свою очередь, стабилизирует весь ход сложного индивидуального развития. Эффективное питание личинок в данный исторический период реализуется путем становления паразитизма на основе комплексного действия эколого-физиологических и функционально-морфологических факторов.

**Ключевые слова:** личинки, функциональная морфология, жизненный цикл, *Parasitengonina*, *Acariformes*

**DOI:** 10.31857/S1234567806030062

Паразитизм – чрезвычайно широко распространенное явление в животном мире и в качестве основной предпосылки требует развития и согласованного действия многих, если не всех, органов систем, что приводит в итоге к успешному эволюционному закреплению этого явления в жизненной схеме той или иной группы животных и их биологическому прогрессу. Это касается как эндо-, так и эктопаразитов. Причем паразитизм может развиваться и закрепляться как на всех стадиях жизненного цикла организма одновременно, так и на какой-то одной из них (Беклемишев, 1970). Для анализа и эволюционной оценки данного феномена в организме животного – потенциального паразита – можно вычленить несколько функциональных систем, которые при определенных предпосылках и факторах среды обеспечивают более или менее успешный переход к паразитическому существованию во времени и пространстве.

Вовлечение в эту схему наибольшего числа таких функциональных систем свидетельствует об эффективном закреплении паразитарных отношений в популяциях. Это – универсальный принцип, без которого возникновение паразитарных систем невозможно.

Целью настоящего краткого обзора является обобщение полученных ранее данных о морфо-функциональной организации важнейших систем органов у личинок клещей-паразитенгон в свете их участия в формировании и развитии паразитарных отношений у одной из основных групп паразитических членистоногих. Данный анализ представляется актуальным, поскольку сводки подобного рода крайне редки в современной научной литературе.

Организм можно рассматривать как комплексную функциональную систему, которая существует и развивается в некую историческую эпоху, в условиях определенных факторов среды и на основе заданных и имеющихся в наличии морфологических предпосылок. От того, как и насколько эффективно организм будет использовать эти морфологические характеристики, зависит успешность существования и эволюции всего онтогенеза в целом (Шмальгаузен, 1982). Переход к паразитизму – часто вынужденное явление и требует особого целенаправленного действия всех органных систем.

Клещи-паразитенгоны (группировка Parasitengonina отряда Acariformes) представляют собой уникальную модель формирования и развития паразитизма в относительно недавний исторический период на основе комплекса морфологических, экологических и популяционных факторов. По классификации Ю.С. Балашова (1982), этих клещей можно отнести к временным облигатным эктопаразитам с длительным питанием. Причем во вновь складывающихся паразитарных отношениях потребности всего онтогенеза, реализующегося в определенных условиях среды, являлись доминирующим фактором, который обусловил закрепление определенных морфологических признаков (функциональных систем) на одной, а именно, личиночной фазе жизненного цикла. Именно паразитизм личинок предопределил устоявшийся на данный исторический момент ход всего сложного индивидуального развития этих клещей и чрезвычайную эволюционную успешность представителей данной филогенетической линии паукообразных (Шатров, 2000).

Функциональные системы, о которых идет речь, охватывают все жизненно важные органы и ткани организма и могут быть классифицированы по их происхождению и функциям. Причем все эти системы, в совокупности органов и тканей, направленно функционируют таким образом, что вызывают во втором сочлене паразитарной субъединицы – хозяине – определенную ответную реакцию, которая может рассматриваться в качестве дополнительной ответной функциональной системы паразитарных взаимоотношений. Все вместе способствует успешному закреплению и существованию паразитизма, как особого эколого-физиологического феномена, во времени и пространстве.

Важнейшим функциональной системой у личинок паразитенгон являются органы прикрепления – колюще-сосущий ротовой аппарат в совокупности кутикулярных эктодермальных и мышечных мезодермальных структур, которые являются производными фронтальных сегментов тела предковых форм. Тончайшие элементы ротового аппарата достаточно разнообразны в пределах рассматриваемой группировки и обеспечивают проникновение паразита сквозь покровы животного хозяина в полость тела (позво-

ночного или членистоногого) с помощью кинжаловидных режущих пальцев хелицер. В результате согласованной работы слюно-глочного насоса не происходит смешивания токов слюны и пищи в пределах ротового аппарата. Закрепление паразита, кроме того, дополнительно обеспечивается сложнейшей структурой – временной либо постоянной присоской гипостома. Все вместе представляет собой чрезвычайно эффективно и согласованно действующую функциональную систему, причем у миниатюрных организмов (Shatrov, 2011, 2012; Shatrov et al., 2016).

Еще одной важнейшей функциональной системой у паразитенгон является чрезвычайно развитый комплекс протеросомальных слюнных желез энтодермального происхождения, обеспечивающих, как и у многих паукообразных, так называемое преоральное, или внекишечное пищеварение (*extra-oral digestion*) (Cohen, 1995, 1998). Причем, по определению В.Н. Беклемишева (1964), в тех группах, где внекишечное пищеварение развито наиболее сильно, комплекс энтодермальных слюнных желез, вычлениющихся из пищеварительной системы, достигает исключительного развития. Секрет слюнных желез, как у паразитических личинок, так и у свободноживущих активных постларвальных стадий развития, действуя согласованно и в определенной последовательности (Mitchell, 1970), полностью растворяет ткани хозяина/жертвы, а у личинок, кроме того, способствует формированию в тканях хозяина особой пищевой трубки – стилостома – для более эффективного поглощения его жидких лизированных тканей (Шатров, 2000) (см. ниже).

Следующая функциональная система паразита – это энтодермальная замкнутая средняя кишка, в которой происходит утилизация поглощенной пищи посредством ее фагоцитоза пищеварительными клетками, причем до настоящего времени не совсем ясно, является фагоцитоз в данном случае первичной функцией кишечных клеток либо это результат вторичного упрощения всей этой системы. Характерно, что у клещей этой филетической линии кишечные клетки исходно служат для утилизации и переваривания эмбрионального желтка и лишь после завершения этого процесса уже в постэмбриональный период выстраиваются по периметру кишки, причем часть клеток, перегруженных остаточными продуктами, разрушается. Это определяет (1) необходимость особого периода послеличиночного доразвития, в ходе которого окончательно формируется кишечный эпителий, а питание еще невозможно, и (2) наличие единой популяции кишечных клеток, не разделенной на функционально различающиеся отделы. Замкнутость средней кишки, безусловно, вторична и предопределяет нахождение в ней продуктов пищеварения в течение всего индивидуального развития. При этом средняя кишка замещает в известном смысле циркуляторную систему и служит основным местом распределения и обмена веществ в организме клещей (Шатров, 2000).

Важнейшей функциональной системой являются также органы водно-солевого баланса и экскреции, причем в организме клещей данной филетической линии рассматриваемые функции разделены между мезодермальными коксальными железами, выполняющими функцию водно-солевого обмена (Shatrov, 2017), и особым энтодермальным экскреторным органом, производным задних участков среднего отдела сквозного кишечника предковых форм (Shatrov, 2010). Коксальные железы в этой филетической линии клещей развиты исключительно сильно и, вместе со слюнными железами, обра-

зуют так называемую подоцефалическую систему. В этой важной системе компоненты слюны смешиваются особым образом, что необходимо для успешного взаимодействия в тканях животного-хозяина (Mitchell, 1970). Экскреторный орган открывается наружу анатомическим анальным отверстием, которое функционально, как у личинок, так и у последующих фаз жизненного цикла, в связи с замкнутостью средней кишки, преобразовалось в экскреторную пору (Shatrov, 2010). Экскреторный орган закладывается еще у неактивных предличинок и накапливает эмбриональные «шлаки» в виде плотных глобул и кристаллических структур (у членистоногих это – гуанин) с двойным лучепреломлением. У питающихся личинок, как и у всех последующих стадий развития, экскреторный орган, путем фильтрации через его стенку и кристаллизации в просвете, аккумулирует продукты азотистого обмена из всего тела клеща. У личинок после питания и периодически у последующих активных фаз развития эти продукты высвобождаются наружу через экскреторную пору.

Наконец, одна из важнейших функциональных систем, если не первая по своему значению – это нервная система и органы чувств личинок паразитенгон. Она включает чрезвычайно развитый единый мозговой ганглий (мозг) и органы рецепции в совокупности двойных не инвертированных глаз и комплекса специализированных щетинок (хет) на ходных ногах и дистальных члениках (лапках) пальп (Леонович, Шатров, 2002; Леонович, 2005). Кроме того, все эти клещи вооружены парой трихоботрий, расположенных на спинном щитке, – органами виброрецепции – пространственной ориентации, а также вкусовыми рецепторами, оканчивающимися своими дендритами у дистальных концов режущих пальцев (дистальных члеников) хелицер (Shatrov, Felska, 2017).

Излишне доказывать тот очевидный факт, что согласованное действие всех этих функциональных систем приводит к успешному отысканию хозяина, нападению на него и, в итоге, к успешной реализации длительного акта питания. Причем совокупность рассмотренных систем представляется оптимальной, а частные специализации в отдельных группах паразитенгон лишь подчеркивают пластичность этих органных систем и возможность их дальнейшей эволюционной трансформации. Этим также подчеркивается и мозаичность данных функциональных систем, действующих в едином ансамбле, но в строго индивидуальном выражении, необходимом для успешной реализации конкретной жизненной стратегии.

Комплексное действие рассмотренных факторов приводит к возникновению ответной функциональной системы – тканевой реакции покровов хозяина в виде частных тканевых проявлений, а также иммунного ответа всего организма. Важно подчеркнуть, что одним из проявлений такого комплексного воздействия является формирование стилостома – одиночного или разветвленного – в тканях животного-хозяина, что является исключительной характеристикой рассматриваемой филетической линии паукообразных (Shatrov, 2009; Shatrov et al., 2014). Не вдаваясь в излишние детали, необходимо отметить, что стилостом – производное слюнного секрета паразита – имеет явные, если не видо-, то родоспецифические характеристики в отношении питающихся клещей. Иными словами, личинки паразитенгон демонстрируют универсальность своих морфофункциональных характеристик и широкую степень приспособительных возможностей.

В заключение необходимо отметить, что клещи-паразитенгоны, представляя собой огромную по численности семейств и видов группировку высших Acariformes и имея важное медицинское значение, обладают вместе с тем миниатюрными и внешне просто организованными личинками. Тем не менее эти личинки демонстрируют крайне эффективный способ питания энергоемким белковым субстратом лизированных тканей хозяина, в частности, за счет формирования стилостома. Это позволяет им с легкостью преодолевать высокий онтогенетический порог, т.е. высокую степень морфологических и размерных различий между личиночной организацией и организацией свободноживущих постларвальных стадий развития. Подобный онтогенетический «прыжок» оказывается невозможным для других более генерализованных групп Acariformes с иным типом питания.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Настоящее исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ по проекту № 18-04-00075-а и по госпрограмме № АААА-А19-119020790133-6.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балашов Ю.С. 1982. Паразито-хозяинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л., Наука, 553 с.
- Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 2. Органология. М., Наука, 444 с.
- Беклемишев В.Н. 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М., Наука, 502 с.
- Леонович С.А. 2005. Сенсорные системы паразитических клещей. Санкт-Петербург, Наука, 235 с.
- Леонович С.А., Шатров А.Б. 2002. Строение глаз краснотелковых клещей (Acariformes: Trombidioidea). Паразитология 36 (4): 257–262.
- Шатров А.Б. 2000. Краснотелковые клещи и их паразитизм на позвоночных животных. Санкт-Петербург, Изд-во СПбГУ, 276 с.
- Шмальгаузен И.И. 1982. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. Избранные труды. М., Наука, 383 с.
- Cohen A.C. 1995. Extra-oral digestion in predaceous terrestrial Arthropoda. Annual Review of Entomology 40: 85–103.
- Cohen, A.C. 1998. Solid-to-liquid feeding: The inside(s) story of extra-oral digestion in predaceous Arthropoda. American Entomologist 44 (2): 103–116.
- Mitchell R.D. 1970. The evolution of a blind gut in trombiculid mites. Journal of Natural History 4 (2): 221–229.
- Shatrov A.B. 2009. Stylostome formation in trombiculid mites (Acariformes: Trombiculidae). Experimental and Applied Acarology 49 (4): 26–280.
- Shatrov A.B. 2010. Comparative morphology, ultrastructure and functions of the excretory organ (postventricular midgut) in the Parasitengona (Acariformes). Acarologia 50 (1): 93–112.
- Shatrov A.B. 2011. Comparative morphology and ultrastructure of the mouthparts in unfed larvae of *Platyrombidium fasciatum* and *Camerotrombidium pexatum* (Acariformes: Microtrombidiidae). Experimental and Applied Acarology 53 (3): 263–285.
- Shatrov A.B. 2012. Functional morphology and ultrastructure of mouthparts in unfed water mite larvae *Piona carnea* (Koch, 1836) (Acariformes: Pionidae). Zoologischer Anzeiger 251 (1): 85–100.
- Shatrov A.B. 2017. Comparative ultrastructure of coxal glands in unfed larvae of *Leptotrombidium orientale* (Schluger, 1948) (Trombiculidae) and *Hydryphantus ruber* (de Geer, 1778) (Hydryphantidae). Journal of Morphology 278 (7): 1551–1569.
- Shatrov A.B., Felska M. 2017. Comparative stylostome ultrastructure of *Hirsutiella zachvatkini* (Trombiculidae) and *Trombidium holosericeum* (Trombidiidae) larvae. Experimental and Applied Acarology 72 (4): 339–365.
- Shatrov A.B., Takahashi M., Misumi H., Takahashi Yu. 2016. Mouthparts in *Leptotrombidium* larvae (Acariformes: Trombiculidae). Journal of Morphology 277 (4): 424–444.
- Shatrov A.B., Takahashi M., Noda S., Misumi H. 2014. Stylostome organization in feeding *Leptotrombidium* larvae (Acariformes: Trombiculidae). Experimental and Applied Acarology 64 (1): 33–47.

PLURALITY OF THE FUNCTIONAL SYSTEMS AS THE MAIN FACTOR  
IN DEVELOPMENT OF PARASITISM  
(ON THE EXAMPLE OF THE PARASITENGONINA, ACARIFORMES)

A. B. Shatrov

**Keywords:** parasitism, functional morphology, host-parasite relationships, Parasitengonina, Acariformes

SUMMARY

In the paper, a complex of functional systems in the organisms of parasitengona mites, such as mouth apparatus, proterosomal salivary glands, digestive system, excretory and osmoregulatory systems, nervous system and sense organs, important in the realization of their life strategy is considered from the position of their contribution in the successive feeding process and parasitism. The joint action of these complex factors on the host organism results in its corresponding functional, in particular, tissue reaction that together leads to the effective feeding. Parasitengonina mites being a highly diverse and specialized phyletic lineage of the higher Acariformes, possess at the same time small and simply organized larvae. Nevertheless, these larvae show a highly effective feeding mode of the power-effective proteinaceous feeding substrate consisting of the extra-intestinally digested host tissues. This capability is a result of the stylostome formation and allows larvae to overcome easily a high ontogenetic threshold between the larval organization and that of the postlarval phases of the life cycle. Such ontogenetic jump appears to be impossible for many other groups of Acariformes with another, separated and short-time feeding mode. Moreover, the necessity of the long-time feeding is strongly defined by the larval morphology that, in turn, predetermines stylostome formation different in different parasitengonina groups.